

# ADAPTAÇÃO MORFOLÓGICA DE *MELLITA QUINQUIESPERFORATA* (CLYPEASTEROIDA, MELLITIDAE) PARA EXPLORAR AMBIENTES COM ALTO HIDRODINAMISMO

Carlos Alberto Borzone<sup>1</sup>  
Yara Aparecida Garcia Tavares<sup>2</sup>  
Carlos Roberto Soares<sup>1</sup>

## ABSTRACT

MORPHOLOGICAL ADAPTATION OF *MELLITA QUINQUIESPERFORATA* (CLYPEASTEROIDA, MELLITIDAE) TO EXPLOIT HIGH HYDRODYNAMICS ENVIRONMENTS. The presence of an intestinal diverticulum where sand grains are stored in *Mellita quinquesperforata* (Leske, 1778), is described for the first time. Sand dollars were obtained with an anchor dredged at four meter depth, in the nearshore of an oceanic sandy beach of southern Brazil (25° 48' 22" S; 48° 31' 28" W) during February 1995. Smallest individuals collected (1 mm width) showed the internal body space occupied by sand grains. The diverticulum is well developed in 12 mm width individuals, but a continues reduction of this structure was observed, starting from individuals that had completed its lunule formation (23 mm width), being vestigial for individuals 30 mm width. The relation between sand weight vs. body width fits with an exponential model ( $y = \exp(3.89 - 0.156x)$ ,  $r = -0.90$ ), in accordance to the ontogenetic development of the diverticulum. Size and mineralogical composition of sand grains from the habitat differ from that of the diverticulum, being more coarse and richest in iron oxide in the latter. *M. quinquesperforata* seems to select the material ingested, at least during its early development. This results very profitably for recruits and juveniles because sand grains increase body density and contribute to the permanence of smallest individuals in surf and nearshore environments.

KEYWORDS. *Mellita quinquesperforata*, sand diverticulum, morphological adaptation.

## INTRODUÇÃO

Os ouriços irregulares da ordem Clyperasteroidea, conhecidos vulgarmente como "bolachas da praia" ou "*sand dollars*", estão bem representados entre o macrobentos intermareal e sublitoral de águas rasas em diversos ambientes costeiros. Possuem hábito

1. Centro de Estudos do Mar, Universidade Federal do Paraná, Av. Beira Mar s/nº., Pontal do Sul, 83255-000, Paranaguá, PR, Brasil.  
2. Curso de Pós-graduação, Universidade Federal do Paraná, Caixa Postal 19030, CEP 81531-970, Curitiba, Paraná, Brasil.

escavador superficial, estando geralmente sujeitos a um alto hidrodinamismo em função de correntes de maré e turbulência gerada pelas ondas. Diversas particularidades morfológicas, como a forma cônico-achatada e a presença de lúnulas, têm sido consideradas adaptações hidrodinâmicas vantajosas na exploração destes ambientes. As lúnulas, presentes em alguns dos gêneros atuais como *Mellita* L. Agassiz, 1841, *Leodia* Gray, 1851 e *Encope* L. Agassiz, 1841, teriam a função de diminuir a força de pressão negativa gerada quando uma corrente de água atua na superfície dorsal (côncava) do corpo (TELFORD, 1981). A presença de cinco lúnulas em *M. quinquesperforata* (Leske, 1778) aumentaria a velocidade crítica, a partir da qual o organismo seria “desprendido” do substrato, conferindo-lhe uma maior estabilidade (TELFORD, 1983).

Em formas juvenis de *Echinarachnius parma* Lamarck, 1816 (SERAFY, 1978) e *Dendraster excentricus* (Eschscholtz, 1831) (CHIA, 1973), e no pequeno *Sinaechinocyamus mai* (Wang, 1984) (CHEN & CHEN, 1994) foram descritas projeções saculiformes do intestino, onde existem acumulações de areia. Esta formação, denominada de divertículo de areia ou divertículo de Gregory, seria outra adaptação morfológica para a exploração de um habitat com alto hidrodinamismo, sendo que contribuiria para um aumento da densidade corpórea dos indivíduos, ajudando-os na sua permanência junto ao fundo (CHEN & CHEN, **op.cit.**).

Descreve-se, pela primeira vez, a presença desta estrutura em *Mellita quinquesperforata*, apresentando uma breve descrição morfológica da mesma ao longo do crescimento ontogenético dos indivíduos. É também determinada a importância, em peso, da acumulação de areia no divertículo ao longo deste crescimento, e a sua incidência na variação da densidade corpórea. Finalmente, é analisada a composição granulométrica e mineralógica do material incorporado, comparando-se esta com a disponível no ambiente.

## MATERIAL E MÉTODOS

Os exemplares estudados foram coletados com uma draga âncora do tipo Spatangue, a profundidades de 4 m numa praia arenosa exposta do litoral do Paraná, Brasil (25° 48' 22" S; 48° 31' 28" W), durante o mês de fevereiro de 1995. Após fixados em formalina neutralizada a 10 %, cada indivíduo foi lavado em água destilada, obtendo-se a largura (distância transversal mediana entre o eixo ântero-posterior da carapaça) com paquímetro de precisão de 0,1 mm, o peso úmido em balança analítica de precisão 0,00001 g e o volume medido por deslocamento (princípio de Arquimedes) em proveta de precisão 0,05 ml. Posteriormente, cada indivíduo foi descalcificado em HCl (10 %) e removido o material orgânico com NaOH (20 %), obtendo após várias lavagens em água destilada, a areia do divertículo, que foi finalmente secada em estufa à 60°C por 12 horas e pesada. As observações morfológicas foram feitas em exemplares apenas descalcificados.

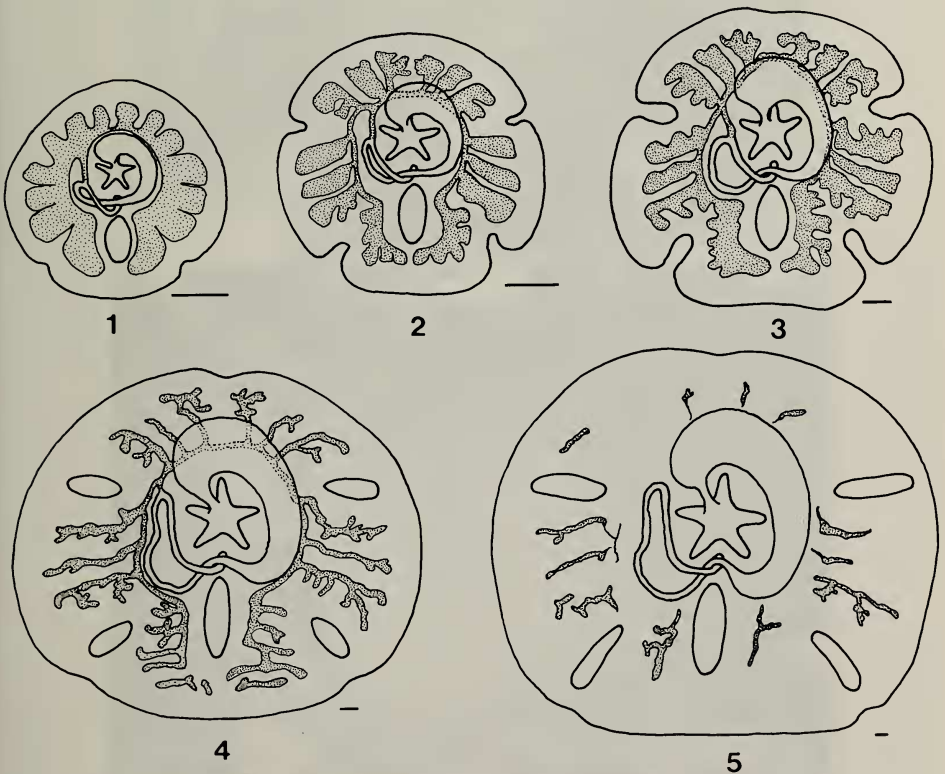
Foram calculadas regressões entre a largura e o peso percentual de areia, a largura e a densidade considerando o peso total do organismo e a largura e a densidade considerando o peso do organismo com e sem o peso da areia. As diferenças entre as duas últimas regressões foram testadas através de análise de covariância (SNEDECOR & COCHRAN, 1971). Estes cálculos foram realizados com o programa Regrans (PEZZUTO, 1993).

A areia obtida em diferentes classes de tamanho foi montada em lâminas e analisada em microscópio petrográfico. As características granulométricas da areia achada no interior do organismo, foram comparadas com as da areia do sedimento do habitat onde foram retirados os indivíduos. Estas comparações foram feitas considerando, além dos parâmetros estatísticos de média, mediana, desvio padrão e assimetria, o tipo de distribuição de frequência de tamanho de grão (intervalos  $\Phi$ ), sendo que as comparações visuais destas frequências constituem, às vezes, a melhor forma de se comparar amostras de sedimento (FOLK, 1974). Também foram determinadas as percentagens de minerais pesados constituintes das diferentes amostras.

## RESULTADOS

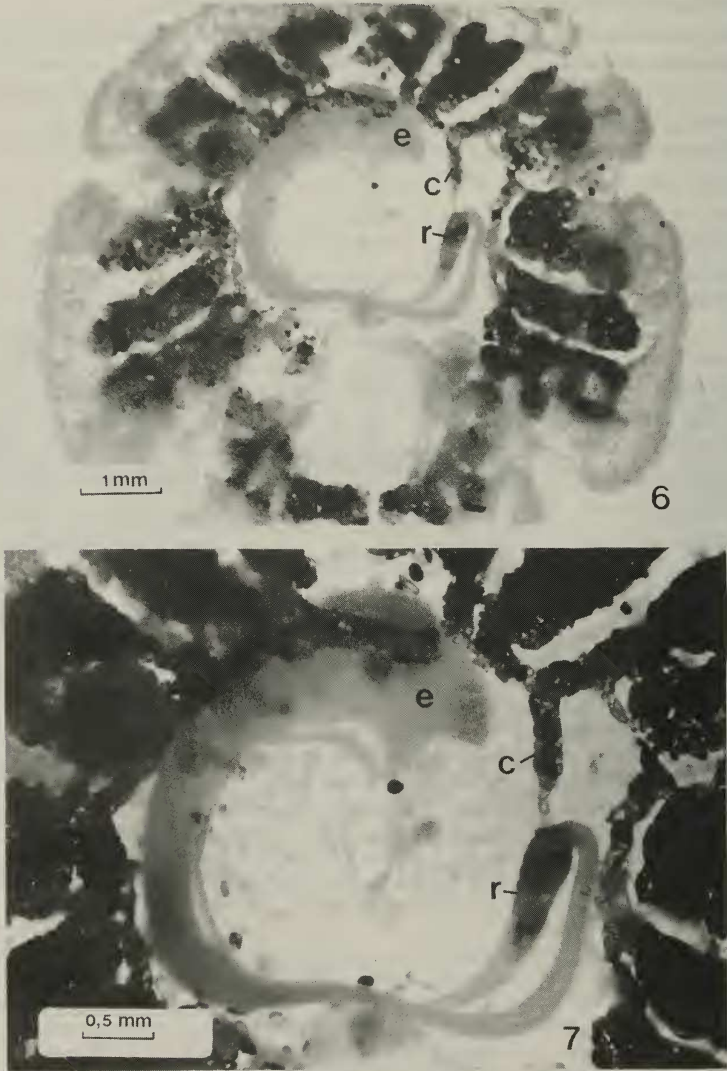
Nos menores indivíduos observados, com 1 a 2 mm de largura e que apresentam um contorno circular da carapaça e apenas a lúnula anal formada, foi possível reconhecer todo o espaço interno do organismo preenchido por grãos de areia. A pequena dimensão corpórea resulta em difícil visualização do tecido que delimita o divertículo parecendo ser, em indivíduos deste tamanho, uma estrutura única e circular.

Já entre os indivíduos de 4 e 5 mm de largura é possível a visualização do divertículo, que se apresenta sempre cheio de areia e rodeando o tubo digestivo, estando ligado ao mesmo por um estreito canal na altura do intestino (fig. 1). Possui 14 projeções saculiformes comprimidas dorso-ventralmente e dispostas em grupos de 3 entre os espaços interambulacrais, com exceção das duas projeções que rodeiam a lúnula anal. À partir



Figs. 1-5. Esquema do desenvolvimento ontogenético do divertículo de areia (pontilhado) de *Mellita quinquesperforata* em : 1, espécimen de 4 mm; 2, de 7 mm; 3, de 12 mm; 4, de 23 mm; 5, de 32 mm de largura. Escala: 1 mm.

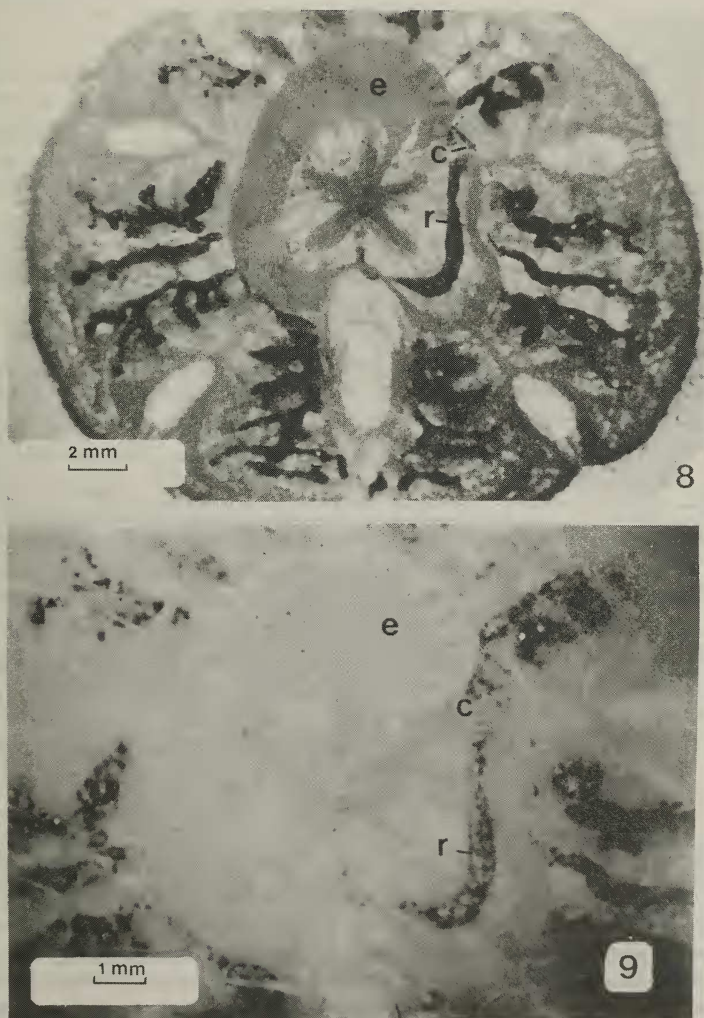
dos 7 mm de largura, estas projeções estão bem definidas, apresentando-se interligadas por um estreito canal que circunda o tubo digestivo (figs. 2, 6). Evidencia-se nesta fase o início da formação das lúnulas ambulacrais como pequenas reentrâncias marginais da carapaça. Em todos os exemplares dissecados, o estômago e a porção inicial do intestino mostraram-se praticamente vazios, estando, no entanto, a porção final do intestino (após a desembocadura do divertículo), totalmente cheia de grãos minerais (fig. 7).



Figs. 6-7. Divertículo de areia de *Mellita quinquiesperforata* e detalhe do canal de desembocadura no intestino em espécimen de 7 mm de largura (c, canal de desembocadura do divertículo; e, estômago; r, reto).

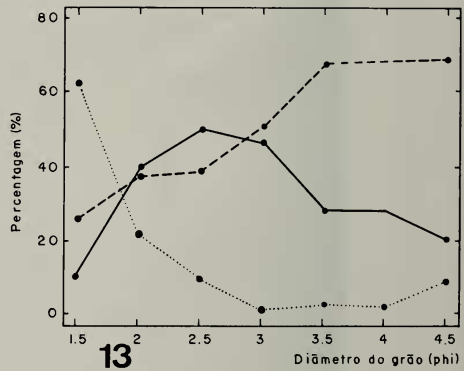
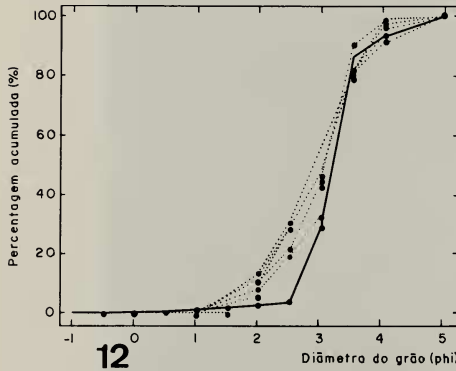
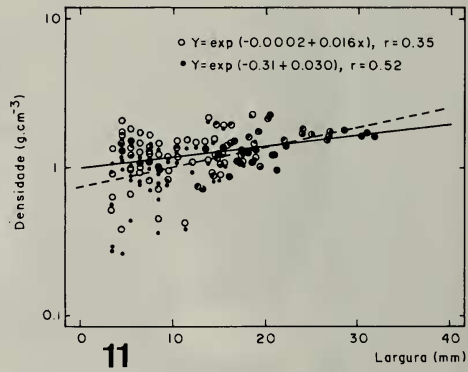
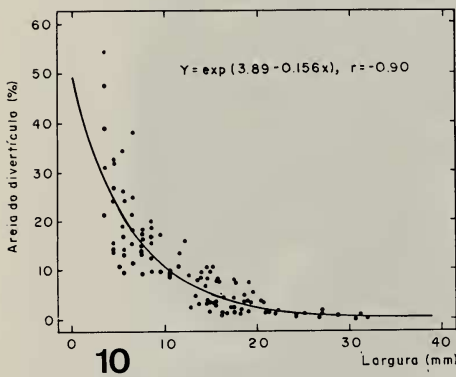


Em torno dos 12 mm de largura, a lúnula anal está mais alongada do que circular, observando-se o início das invaginações que darão origem às lúnulas ambulacrais (fig. 3). O estômago encontra-se bem desenvolvido e cobrindo dorsalmente parte do divertículo. As 14 projeções principais do mesmo aparecem menos robustas e com numerosas ramificações digitiformes, que envolvem os numerosos septos que formam o endoesqueleto. Tanto o divertículo como o canal de ligação com o intestino, continuam cheios de grãos de areia, os quais aparecem também na porção final do intestino em direção ao ânus.



Figs. 8-9. Divertículo de areia de *Mellita quinquesperforata* e detalhe do canal de desembocadura no intestino em espécimen de 23 mm de largura (c, canal de desembocadura do divertículo; e, estômago; r, reto).

Com 15 mm de largura, o contorno circular do organismo começa a ser substituído por uma forma elíptica. Ocorre o fechamento das lúnulas ambulacrais II e III (anteriores), e as projeções do divertículo se estreitam. Já aos 23 mm de tamanho as lúnulas estão todas formadas (figs. 4, 8). O estômago está maior e mais alargado, e o intestino se afina e alonga, mostrando ainda a última porção repleta de grãos de areia (fig. 9). O divertículo mostra nesta fase uma forte redução, sendo que as projeções se anastomosam, ficando reduzidas a cordões. Estes cordões vão desaparecendo, restando em indivíduos com 30



Figs. 10-13. *Mellita quinquesperforata*: 10, relação entre a largura (mm) e a porcentagem de área do divertículo, expresso como peso da areia dividido o peso total úmido do indivíduo; 11, relação entre a largura (mm) e a densidade ( $\text{g.cm}^{-3}$ ) calculada sem o peso da areia (círculos vazios, linha cheia), e com o peso da areia (círculos cheios, linha tracejada) em recrutas e juvenis; 12, distribuição de frequências acumuladas do sedimento do divertículo nas cinco classes de comprimento da tabela II (linha pontilhada) e do sedimento do habitat (linha cheia); 13, composição mineralógica do sedimento do habitat nas diferentes frações  $\Phi$ . [Minerais leves (linha tracejada), minerais pesados (linha cheia), minerais opacos (linha pontilhada).]

mm de largura, apenas alguns vestígios muito isolados do divertículo (fig. 5). O seu total desaparecimento completa-se em torno dos 40 mm, paralelamente a um notório desenvolvimento de tecido reprodutivo que ocuparia o espaço celômico liberado pelo divertículo.

Esta evolução ontogenética da forma do divertículo reflete-se na relação entre a largura e o conteúdo de areia do mesmo, expresso como a percentagem do peso da areia em relação ao peso total úmido do indivíduo. A regressão mostrou o melhor ajuste ( $r = -0,90$ ) no modelo exponencial (fig. 10; tab. I), com valores percentuais máximos nos pequenos indivíduos, e uma rápida diminuição do conteúdo de areia a partir dos 10 mm de largura, sendo esta percentagem praticamente nula a partir dos 20 mm. Os valores de densidades, embora apresentando uma grande dispersão dos dados (baixos valores de  $r$ ), tiveram regressões significativas com a largura, ajustando-se também a um modelo exponencial (fig. 11; tab. I). Existiram diferenças significativas entre as regressões das densidades calculadas com e sem a areia, mostrando que a incorporação do sedimento no divertículo produz um aumento significativo na densidade dos organismos.

As análises granulométricas da areia contida no divertículo de indivíduos correspondentes às cinco classes de tamanho distintas mostraram diferenças nos parâmetros estatísticos, quando comparadas com os da areia do substrato (tab. II). Nos menores tamanhos, estas diferenças foram mais acentuadas, tendo valores de média e mediana menores, junto a desvios maiores. Com o crescimento dos animais, a areia do divertículo vai diminuindo o seu diâmetro, porém mantendo uma forte assimetria negativa (tendência aos sedimentos mais grosseiros) e desvios maiores dos apresentados pelo sedimento do substrato. O gráfico das freqüências acumuladas reflete bem estas diferenças (fig. 12), existindo no divertículo sempre uma maior percentagem de grãos entre os  $\Phi 2$  e  $\Phi 3$ .

A composição mineralógica da areia do divertículo mostrou uma importante diferença no conteúdo de minerais opacos (óxido de ferro), sendo esta superior à existente no sedimento do habitat. Os minerais pesados (hornblenda, zircão, silimanita e turmalina) tiveram uma percentagem ligeiramente menor, sendo praticamente igual a composição dos minerais leves (quartzo e mica). Não houve diferença na composição mineralógica da areia do divertículo, entre as diferentes classes de largura (tab. II). A composição mineralógica da areia do substrato nas diferentes classes de tamanho de grão (na escala  $\Phi$ ) mostra que a maior quantidade de opacos ocorre nos grãos maiores, diminuindo rapidamente a partir de  $\Phi 2,5$ . No caso dos minerais classificados como pesados, as maiores quantidades encontram-se entre os  $\Phi 2$  e  $\Phi 3$  (fig. 13).

## DISCUSSÃO

A formação de um divertículo intestinal para o acúmulo de areia, parece ser uma estratégia relativamente freqüente nos Clyperasteroidea. Em *Dendraster excentricus*, somente os juvenis menores de 30 mm possuem areia no divertículo, sendo que em comprimentos menores de 10 mm a areia pode representar até 23% do peso seco total do animal (CHIA, 1973). Esta espécie possui uma alta seletividade no tipo de grão ingerido e acumulado no divertículo, preferindo grãos de óxido de ferro (magnetita), de maior densidade ( $4,9$  a  $5,2 \text{ g.cm}^{-3}$ ). Segundo CHIA (1984), a seleção das partículas é feita pelos pódios bucais, os quais conseguiriam discriminar o próprio peso do grão e, provavelmente, a composição da microflora aderida à superfície dos mesmos. O tipo de sedimento seria

Tabela I. Análise de regressão entre a largura (mm) e o conteúdo de areia do divertículo (%), e a largura e as densidades ( $\text{g cm}^{-3}$ ) total e sem areia, em recrutas e juvenis de *Mellita quinquesperforata*, segundo o modelo:  $Y = \exp(a+bX)$ . \*Diferenças significativas ( $\alpha=0,05$ ).

	Intercepção (a)	Declividade (b)	Correlação (r)	Nº de observações (n)	Probabilidade
Conteúdo de areia	3,9842	-0,1560	-0,9033	107	0,0000
Densidade total	-0,0002 *	0,0167 *	0,3473	105	0,0003
Densidade sem areia	-0,3084 *	0,0305 *	0,5234	105	0,0000

Tabela II. Parâmetros granulométricos e composição mineralógica da areia do divertículo de *Mellita quinquesperforata* em diferentes classes de largura (mm), e da areia do habitat (md, média; mn, mediana; ds, desvio padrão; assim, assimetria; c.g., curtose gráfica).

Classe (mm)	md (Φ)	mn (Φ)	ds (Φ)	assim (Φ)	c.g. (Φ)	areia (%)	finos (%)	leve (%)	pesado (%)	opaco (%)
3-4	2,86	2,86	0,81	0,06	0,51	92	8	57	24	19
6-7	2,92	3,04	0,69	-0,23	0,47	98	2	55	25	20
11-12	2,94	3,07	0,71	-0,17	0,49	94	6	58	20	22
23-24	2,95	3,07	0,51	-0,25	0,47	99	1	55	22	23
27-31	3,04	3,18	0,61	-0,29	0,53	97	3	61	17	22
Habitat	3,13	3,18	0,43	-0,02	0,57	94	6	63	33	4

portanto um fator limitante na distribuição da espécie, já que os recrutas e juvenis teriam um requerimento por grãos pesados e de pequeno tamanho, no caso menores de 300 micras. Em *Echinarachnius parma* (SERAFY, 1978), também existe uma acumulação de magnetita num divertículo em indivíduos menores de 10 mm. Em *Sinaechinocyamus* mai, um pequeno ouriço irregular com adultos menores de 11 mm de comprimento, a presença de um divertículo é verificada tanto em juvenis como em adultos. A areia acumulada no mesmo chega a representar 90 % do peso úmido total dos indivíduos de menores comprimentos, estando composta por areia muito fina, muito bem selecionada. O sedimento do habitat desta bolacha esteve composto por areias finas moderadamente bem selecionadas, mostrando que existe seletividade quanto ao tamanho de grão ingerido. Esta mesma seletividade não foi comprovada para o tipo mineralógico da areia, sem diferenças significativas entre o constituinte do divertículo e o do sedimento do banco (CHEN & CHEN, 1994).

As descrições do divertículo destas espécies são extremamente similares às apresentadas neste trabalho, para as formas juvenis de *Mellita quinquesperforata*. O acúmulo de areia, que chega a representar cerca de 40 % do peso úmido total corpóreo,



nos menores animais cujas lúnulas não estão ainda desenvolvidas, teria uma importância fundamental na sobrevivência de recrutas e juvenis nos ambientes com alto hidrodinamismo, onde eles se assentam. A distribuição desta espécie no litoral sul do Brasil (BORZONE *et al.*, no prelo) mostra que a mesma encontra-se no sublitoral de praias arenosas, e em locais próximos à arrebentação de ondas, formando extensos e praticamente contínuos bancos paralelos a linha da costa, tanto em praias com morfodinamismo reflectivo como dissipativo (ver terminologia em SHORT & WRIGHT, 1983). Nestas últimas praias, onde a energia das ondas atuantes é maior, os bancos formados por *M. quinquesperforata* se estendem por mais de 2.000 m costa afora (BORZONE, 1992/93). Esta distribuição seria uma resposta da sua preferência por sedimentos constituídos por areias finas a muito finas ( $\Phi 3$ - $\Phi 3,5$ ), com baixo conteúdo de silte-argila (<10%), o qual teria efeitos letais nestes organismos (GHIOLD, 1979).

Os resultados mostram que *M. quinquesperforata* seleciona o tipo de grão que ingere, preferindo grãos entre  $\Phi 2$  e  $\Phi 3$ . Neste intervalo de tamanho encontra-se a maior percentagem de opacos, os quais também são selecionados ativamente, tendo no divertículo uma quantidade maior da existente na areia do substrato. Dentre os minerais pesados, o óxido de ferro, classificado como opaco, é o que apresenta as maiores densidades.

O tipo de alimentação em *M. quinquesperforata* (*sensu lato*) tem sido motivo de dúvidas e controvérsias. Vários autores (GHIOLD, 1979; LANE & LAWRENCE, 1980; FINDLAY & WHITE, 1983) têm sugerido que a espécie é comedor de depósito e que a superfície dorsal do organismo atua como uma peneira seletiva coletando pequenas partículas (menores de 0,062 mm), num tipo de alimentação denominado de muco-ciliar. Juntamente com estas partículas seriam ingeridos foraminíferos, possivelmente outros microeucariontes não-fotossintéticos, e frações de silte e argila do sedimento, utilizando as bactérias aderidas a estas partículas. A existência de uma lanterna de Aristóteles bem desenvolvida e a marcada preferência da espécie por locais com sedimentos com baixo conteúdo de material fino seriam as principais controvérsias desta hipótese. TELFORD *et al.* (1985), baseados numa detalhada descrição anatômica, sugeriram que a espécie apresentaria um tipo de alimentação de depósito, mais altamente seletiva. Um complexo sistema podial teria função, na fase oral do organismo, de capturar diatomáceas e grãos de areia recobertos por nutrientes. A lanterna seria fundamental na trituração destas partículas, podendo desta forma facilitar a digestão das diatomáceas e de outros organismos aderidos às mesmas. O movimento ciliar da superfície aboral teria como principal função ventilar e manter limpa de partículas a superfície respiratória, pouco contribuindo na alimentação.

Os resultados apresentados mostram que uma ingestão ativa de grãos de areia com diâmetros entre 0,125 e 0,250 mm ocorre em *M. quinquesperforata* nos menores comprimentos, correspondentes a jovens recrutas. Estes grãos seriam estocados numa porção especializada do intestino, o divertículo de areia. O tempo de permanência destes grãos no divertículo é desconhecido, porém a constante presença de grãos de areia na porção final do intestino (reto) indica que estes seriam também evacuados. Tudo indica que o processo de ingestão e evacuação de grãos de areia em recrutas e juvenis da espécie seria contínuo, como ocorre em *Sinaechinocyamus mai*, (CHEN & CHEN, 1994). Seria questionável a existência de algum mecanismo de alimentação com seleção de partículas menores 0,062 mm, paralelamente à ingestão de grãos maiores de 0,125 mm. É assim que, pelo menos nas primeiras fases de vida bentônica, *M. quinquesperforata* se alimentaria

das partículas aderidas aos grãos de areia ingeridos, como sugerido por TELFORD *et al.* (1985). A retenção temporária dos grãos ingeridos no divertículo teria sido selecionada favoravelmente pelo fato dela aumentar a densidade do organismo e contribuir consistentemente na sobrevivência de recrutas e juvenis nos ambientes de alto hidrodinamismo explorados por esta espécie. Com o crescimento dos indivíduos, a capacidade de enterramento e a própria densidade corporal aumenta; paralelamente, o divertículo sofre um esvaziamento do seu conteúdo e uma reabsorção dos seus tecidos, deixando espaço celômico para a gônada. A presença, apenas ocasional, de grãos de areia no trato digestivo dos indivíduos adultos sugere a existência de um aprimoramento no trabalho de seletividade do sistema podial, que junto ao total desenvolvimento da lanterna de Aristóteles, asseguraria no adulto uma eficiente captura e trituração de diatomáceas e outras partículas com um alto valor energético.

**Agradecimentos.** Ao Prof. Nelson Yoneda pela produção do material fotográfico, à Márcia Salet Bernini (CEM-UFPR) pelo processamento laboratorial das amostras sedimentológicas, e a Sharonne Park pela ajuda no laboratório.

#### REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BORZONE, C.A. 1992/93. Spatial distribution and growth of *Mellita quinquesperforata* (Leske, 1778) on a sandy beach of southern Brazil. *Nerítica*, Curitiba, 7 (1-2): 87-100.
- BORZONE, C.A.; SOUZA, J.R.B. & SOARES, A.G. (no prelo). Morphodynamic influence on the structure of inter and subtidal macrofaunal communities of subtropical sandy beaches. *Revta Chilena de Hist. nat.*, Santiago.
- CHEN, C.P. & CHEN, B.Y. 1994. Diverticulum sand in a miniature sand dollar *Sinaechinocyamus mai* (Echinodermata: Echinoidea). *Mar. Biol.*, Berlin, 119: 605-609.
- CHIA, F.S. 1973. Sand dollar: a weight belt for the juvenile. *Science*, Washington, 181: 73-74.
- . 1984. Selection, storage and elimination of heavy sand particles by the juvenile sand dollar, *Dendraster excentricus* (Eschscholtz). In: BALKEMA, A.A. ed. *International Echinoderm Conference*, 5°, Proceedings..., Galway, p. 215-221.
- FINDLAY, R.H. & WHITE, D.C. 1983. The effects of feeding by the sand dollar *Mellita quinquesperforata* (Leske) on the benthic microbial community. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.*, Amsterdam, 72 (1):25-41.
- FOLK, R.L. 1974. *The petrology of sedimentary rocks*. Austin, Texas, Hemphill. Pub. 182 p.
- GHILD, J. 1979. Spine morphology and its significance in feeding and burrowing in the sand dollar *Mellita quinquesperforata* (Echinodermata: Equinoidea). *Bull. mar. Sci.*, Florida, 29: 481-490.
- LANE, J.M. & LAWRENCE, J.M. 1982. Food, feedings and absorption efficiencies of the sand dollar *Mellita quinquesperforata*. *Est.Coast.Shelf.Sci.*, New York, 14(4): 421-431.
- PEZZUTO, P.R. 1993. Regrans: A "Basic" Program for an extensive analysis of relative growth. *Atlântica*, Rio Grande, 15: 93-105.
- SERAFY, D.K. 1978. Age, growth, reproduction and sediment preference in the northern sand dollar *Echinarachnius parma* on the middle Atlantic shelf (Echinodermata;Echinoidea). *Am.Zool.*, Lawrence, 18: 664.
- SHORT, A.D. & WRIGHT, L.D. 1983. Physical variability of sandy beaches. In: MCLACHLAN, A. & ERASMUS, M. eds. *Sandy beaches as Ecosystems*, The Hague, JUNK, p. 133-144.
- SNEDECOR, G.W. & COCHRAN, W.G. 1971. *Métodos estadísticos*. Mexico, Continental. 703 p.
- TELFORD, M.A. 1981. A hydrodynamic interpretation of sand dollar morphology. *Bull.mar.Sci.*, Florida, 31(3): 605-622.
- . 1983. An experimental analysis of lunule function in the sand dollar *Mellita quinquesperforata*. *Mar. Biol.*, Berlin, 76: 125-134.
- TELFORD, M.; MOOI, R. & ELLERS, O. 1985. A new model of podial deposit feeding in the sand dollar *Mellita quinquesperforata*: The sieve hypothesis challenged. *Biol. Bull.*, Woods Hole, 169: 431-448.